38334.

Das Verhalten des Glykogens bei ruhenden und fliegenden Tauben.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT
ZU BERLIN

ACAD. LIBRARY BERLIN

VON

Henri van 't Hoff
aus Amsterdam.

Tag der Promotion: 19. Januar 1910.

Diss. Berlin 1910.
72

Referenten:

Prof. Dr. **F. E. Schulze.**

Prof. Dr. **Branca.**

Universitäts-Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke)
in Berlin N 24.

Meinen Eltern.

Inhalt.

Einleitung. Seite

Versuche von Külz und anderen über die Einwirkung von Arbeit auf das Glykogen 7

Ausführung.

I. Eigene Versuche mit arbeitenden Fröschen; die Reaktion ihrer Muskeln . . . . . 8— 9
II. Glykogenbestimmungen an Fröschen . . 10—11
III. Glykogenbestimmungen an Tauben nach Pflügers Methode . . . . . 12—14
IV. Kontrollversuche 15
V. Versuche an operierten Tauben . . . . 16—18
VI. Versuche an gesunden Tauben . . . . 18—31

Schlußfolgerungen.

VII. Die Berechnung der Arbeitsleistung aus dem Glykogenschwund . . . . . 31—32
VIII. Berechnung der Arbeit auf direkte Weise 32—34
IX. Versuche an dem großen Brustmuskel des Huhns und der Taube . . . . . 35—36

Schluß 37

Über den Einfluß von Körperarbeit auf Glykogen liegen bisher verschiedene Arbeiten vor. Am bekanntesten in dieser Hinsicht sind die Untersuchungen von Külz. Dieser Forscher ließ 5 Hunde, die er 8 Tage lang mit Fleisch und Brot ernährt hatte, vor einem mit 200 Pfund (das Gewicht von zwei Burschen) belasteten Wagen 5 bis 7 Stunden ziehen. Er bestimmte dann das Glykogen in der Leber der Hunde und fand darin nur Spuren dieses Kohlehydrates. Külz folgerte hieraus selbstverständlich, daß der Glykogengehalt bei Arbeit abnimmt und bei großer Anstrengung schließlich auf Null herabsinkt.

Seegen hat ebenfalls Versuche über die Beziehung zwischen Muskelarbeit und Glykogen angestellt. Er fand aber, daß das Glykogen kein Arbeitsstoff in dem Sinne sei, daß man seinen Verbrauch der geleisteten Arbeit proportional setzen könne. Chandelon stellte am Kaninchen die Einwirkung der Nervendurchschneidung auf den Glykogengehalt der Muskeln fest. Er konstatierte in diesem Falle eine Vermehrung des Glykogens und führte diesen Befund darauf zurück, daß nach Nervendurchschneidung die Muskeltätigkeit in Wegfall komme. Weiß endlich tetanisierte Froschschenkel, und zwar immer nur die der einen Seite, und verglich deren Glykogengehalt mit dem der nicht gereizten Seite; er fand dabei in den tetanisierten Schenkeln weniger Glykogen als in den ruhenden, und zwar betrug die Abnahme 25 bis 50 Proz.

Interessant ist es, daß bei fast allen Arbeiten, die über das Glykogen existieren, so auch namentlich bei den Untersuchungen über Einfluß der Nahrung und des Hungerns auf Glykogen, ein Moment so gut wie nicht berücksichtigt wird, nämlich das Moment der Individualität. Ich habe aber aus meinen Versuchen ersehen, daß dasselbe gerade bezüglich des Glykogengehalts eine außerordentlich große Rolle spielt. Findet man z. B., daß nach einem bestimmten Eingriff in den Organismus ein Tier viel oder wenig Glykogen aufweist, so ist es ein ganz unzulässiger Schluß, dieses Plus oder Minus an Glykogen auf die stattgehabte Operation zurückzuführen. Einen normalen Glykogengehalt gibt es gar nicht; er kann bei zwei anscheinend unter denselben Bedigungen lebenden Individuen total verschieden sein, und so müssen sich die Glykogenuntersuchungen immer auf eine große Anzahl von Versuchstieren erstrecken, wenn man in der Beziehung etwas Gesetzmäßiges feststellen will.

Es gibt eine Reihe von Stoffen, die zur Arbeit in Beziehung stehen sollen, beispielsweise die Milchsäure. So wies schon Du Bois-Reymond darauf hin, daß der Muskel, der in Ruhe normale oder schwach alkalische Reaktion aufweise, bei Arbeitsleistung sauer reagiere, und sprach die Vermutung aus, daß es sich dabei um die Bildung von Milchsäure handle. Es lag also auf der Hand, anzunehmen, daß der Muskel bei angestrengter Arbeit stärker sauer reagiere als bei geringer. Um dies zu untersuchen, ließ ich Frösche springen und schwimmen, bis sie vollständig erschöpft waren, tötete sie dann sofort und präparierte rasch Gastrocnemius, Oberschenkelmuskeln und M. tibialis anterior, zerstampfte die Muskeln einzeln im Mörs er, fügte einige Tropfen

Phenolphthalein hinzu und ließ dann aus einer Bürette $^1/_{10}$ Normal-Natronlösung hinzufließen bis zur Rotfärbung; ich stellte dann die Anzahl ccm fest, die dazu nötig waren. In derselben Weise verfuhr ich bei Fröschen, die vorher so gut wie keine Arbeit geleistet hatten. Ich fand nun dabei keinen prinzipiellen Unterschied in dem Verhalten der ruhenden und arbeitenden Muskeln, weder beim Gastrocnemius, der wohl am meisten angestrengt worden war, noch beim M. tibialis anterior, noch bei der Oberschenkelmuskulatur. Stets reagierten die Muskeln sauer, niemals neutral. Im einzelnen zeigten sie natürlich verschiedenes Verhalten. Durchweg mußte ich zur Muskulatur des Oberschenkels mehr ccm Natronlauge hinzufügen, ehe der Farbenumschlag eintrat, als zum Gastrocnemius und zu diesem mehr als zu dem schwachen M. tibialis anterior. Indessen darf man hieraus nicht etwa auf größere Arbeitsleistung der Oberschenkelmuskeln schließen, sondern ist dies einfach Folge ihres größeren Gewichts. Was aber das Wesentliche ist, so zeigte sich das eine Mal Zunahme des Säuretiters, das andere Mal sogar Abnahme, obwohl vielleicht im Durchschnitt sich eine Zunahme in den arbeitenden Muskeln konstatieren ließ. Ich möchte mich daher der Ansicht Moleschotts und Battistinis anschließen: Le fait, que le muscle tétanisé tend à être plus acide que le muscle en repos, ne constitue pas une règle absolue. Il n'est pas rare, que les muscles en repos soient plus acides que les muscles tétanisés, même en comparant les uns avec les autres chez le même animal et cela se rencontre trop souvent pour prétendre qu'il s'agit d'un cas exceptionnel.

Ich schlug nun einen anderen Weg ein, indem ich das Verhalten des Glykogens bei arbeitenden

Muskeln prüfte. Bei der Glykogenanalyse kommt es auf mehrere Punkte an.

1. Das Glykogen muß vollständig aus den Muskeln entfernt werden, die Muskeln müssen also vollständig gelöst werden.

2. Das störende Eiweiß muß auf irgendeine Weise beseitigt werden. Zunächst kam es mir darauf an, das Glykogen der Muskeln irgendwie dem Gewicht nach zu bestimmen; ich benutzte dazu den indirekten Weg, indem ich das Glykogen in Zucker überführte. Da das Glykogen in den Muskeln durchschnittlich weniger als 1 Proz. beträgt, so konnte ich beim Frosch nicht an einem einzelnen Muskel (etwa dem Gastrocnemius) meine Untersuchungen anstellen, da sonst die quantitative Bestimmung zu unsichere Werte ergeben hätte. Ich benutzte daher beide Hinterschenkel des Frosches mit Ausschluß des Fußes. Ich häutete also den Frosch, schnitt oberhalb der Achillessehne durch, entfernte Femur und Os crurale und brachte nun alle Muskeln in eine Porzellanschale mit verdünnter (5 proz.) Kalilauge, worin ich sie ca. $^3/_4$ Std. erhitzte. Alsdann war, von einzelnen kleinen Flocken abgesehen, alles gelöst. Das Ganze hatte eine rotbraune Farbe bekommen. Die Flüssigkeit filtrierte ich nunmehr und setzte zu dem Filtrat abwechselnd Quecksilberjodidjodkalium und verdünnte Salzsäure hinzu, um das Eiweiß auszufällen. Wenn ich nun nach Filtration ohne weiteres die Lösung in Zucker überführte, so hatte ich bei Zusatz von Fehling'scher Lösung und Erwärmen kein Resultat; der charakteristische Niederschlag von Kupferoxydul blieb aus. Das lag zweifellos daran, daß die in der Lösung vorhandenen Quecksilberverbindungen die Reaktion verhinderten. Ich setzte daher, bevor ich zur Umwandlung des Glykogens in Dextrose schritt,

einige Tropfen Schwefelammonium hinzu und erhitzte, wobei sofort schwarzes Quecksilbersulfid ausfiel. Diesen Niederschlag filtrierte ich, setzte nochmals Schwefelammonium hinzu und erhitzte wiederum; jetzt zeigte sich natürlich nur ein geringer Niederschlag von Quecksilbersulfid, den ich wieder abfiltrierte. Ich neutralisierte nun das Ganze mit Kalilauge und fügte auf 100ccm der Flüssigkeit 5ccm konzentrierte Salzsäure von 1,19 hinzu und erhitzte 3 Stunden. Das Glykogen wurde dadurch in Zucker übergeführt; ich filtrierte nun die Flüssigkeit, neutralisierte wiederum und bestimmte den Zuckergehalt mit Fehling'scher Lösung. In den Froschschenkeln (es war rana esculenta) fand ich ca. 1 Proz. Glykogen.

Die eben beschriebene Methode ist zum Teil die Külzsche, nämlich die Behandlung mit Quecksilberjodidjodkalium und Salzsäure. Külz schreibt dann vor, man solle das Glykogen aus der Lösung mit Alkohol fällen und das Filtrat mehreremal reinigen. Mir schien es zunächst einfacher und auch sicherer, das Glykogen nicht aus der Lösung zu fällen, sondern es gleich in Zucker überzuführen; da dieser aber eben wegen des vorhandenen Quecksilbers sich nicht deutlich nachweisen ließ, so mußte ich dies wieder mit Schwefelammonium entfernen.

Für meine eigentlichen Versuche aber verließ ich diese Methode und befolgte im wesentlichen die von Pflüger angegebene. Pflüger hat ja darauf hingewiesen, daß die Külzsche Methode einige Mängel aufweist; durch das Quecksilberjodidjodkalium wird nämlich nicht nur das Eiweiß gefällt, sondern geringe Mengen von Glykogen werden ebenfalls mitgerissen. Nun könnte man trotzdem die Resultate, die man durch die Külzsche Methode erhält, bei vergleichenden Versuchen mit einiger Reserve benutzen,

wenn die durch das Quecksilberjodidjodkalium ausgefällte Menge Glykogen von Versuch zu Versuch dieselbe wäre. Pflüger hat aber gezeigt, daß bei genauer Befolgung der von Külz angegebenen Vorschriften manchmal 6 Proz. Glykogen verloren gehen, manchmal 9 Proz., ja sogar einmal 20 Proz., also jedenfalls verschiedene Mengen Glykogen. Ich zog es daher vor, mich der Pflügerschen Methode zu bedienen.

Ich gehe nun zu meinen Versuchen über. Den M. pectoralis major der Taube zerschnitt ich in kleine Stücke, nachdem ich ihn vorher gewogen hatte. Sagen wir, der Muskel wöge 30 g, so brachte ich diese 30 g in 40 ccm 60 proz. Kalilauge in einen Kolben, den ich mit einem Kork verschloß. Den Kolben brachte ich dann in ein siedendes Wasserbad, worin er zwei Stunden verblieb. Im Verlauf meiner Untersuchungen kam mir eine Arbeit von Schöndorff zu Gesicht, welche darlegte, daß auch schon ein einstündiges Erhitzen mit 30 proz. Kalilauge genügt, um alles Glykogen zu gewinnen, wenn man nur von Zeit zu Zeit den Kolben aus dem Wasserbad herausnimmt und tüchtig durchschüttelt. Diese Angabe wird zweifellos richtig sein und bedeutet eine kleine Vereinfachung. Da ich die ersten Versuche aber schon in der angegebenen Weise gemacht hatte, so wollte ich auch dabei bleiben. Ich nahm dann den Kolben aus dem Wasserbad heraus und sah nach, ob alles so ziemlich gelöst war. Schwammen noch größere Flocken herum, so wurde weiter erhitzt, um möglichst viel in Lösung zu bringen. Ich versetzte dann die, nehmen wir an, 70 ccm Flüssigkeit mit der gleichen Menge, also 70 ccm Aqua destill., schüttelte tüchtig um und filtrierte durch ein Faltenfilter $^5/_7$. Der letzte Teil lief immer ziem-

lich langsam durch; die ganze Filtration dauerte fast eine Stunde. Von den 140 ccm nahm ich also 100 ccm. Ich durfte nicht weniger als $^5/_7$ nehmen, weil sonst die quantitative Analyse des Glykogens des Taubenbrustmuskels zu unsicher geworden wäre. Ich versetzte die 100 ccm Flüssigkeit mit dem gleichen Volumen, also 100 ccm, 95 proz. Alkohol, schüttelte ca. 3 Minuten tüchtig um und ließ stehen, sehr oft bis zum nächsten Tag. Auffallend war, daß sich das Glykogen manchmal sehr rasch absetzte, manchmal erst nach geraumer Zeit; ja sogar bei linkem und rechtem Pectoralis desselben Tieres dauerte die Glykogenabsetzung oft verschieden lang. Die Flüssigkeit filtrierte ich nunmehr, was ca. 15 Minuten dauerte, und wusch, wenn fast alles abfiltriert war, das auf dem Filter zurückbleibende Glykogen mit 95 proz. Alkohol aus, wodurch es sofort deutlich sichtbar wurde, schrumpfte und weiße Farbe annahm. Den durch das Filter hindurchtretenden Alkohol fügte ich stets zu dem vor dem Auswaschen erhaltenen Filtrat hinzu, um zu sehen, ob in diesem vielleicht noch etwas Glykogen enthalten wäre, was dann eine Trübung in der Flüssigkeit bzw. Absetzung des Glykogens bewirkt hätte. Letzteres trat aber niemals ein. Nun füllte ich das Glykogenfilter mit Aqua dest., wodurch das Glykogen in Lösung gebracht wurde. Während die Lösung hindurchfiltrierte, rieb ich das Glykogen, das an der Wand des Filters haften blieb, mit einem dünnen Glasstab los. War noch nicht alles in Lösung gegangen, so brachte ich von neuem destilliertes Wasser auf das Filter, wodurch der letzte Rest des Glykogens sich löste. Wenn das Filtrat nicht ganz klar war (z. B. durch mitgerissene Teilchen des Filters), so filtrierte ich wieder. So war die Möglichkeit ausgeschlossen, daß

etwas anderes als Glykogen (etwa die Papierzellulose) sich durch nachherige Behandlung mit Salzsäure in Zucker umwandelte. Auf dem Filter blieb manchmal ein bräunlicher unlöslicher Staub zurück, manchmal löste sich alles. Die Glykogenlösung neutralisierte ich dann genau und fügte nach Pflügers Vorschrift auf 100 ccm 5 ccm konzentrierte Salzsäure von 1,19 hinzu. Hatte ich also 140 ccm Lösung, so fügte ich 7 ccm HCl von 1,19 hinzu. Sodann erhitzte ich sie 3 Std. lang im siedenden Wasserbad in einem Kolben, den ich wieder mit einem Kork verschloß, um die Verdampfung der Salzsäure zu verhindern. In der Flüssigkeit schwammen jetzt mehrere Flocken herum (vielleicht zersetzte Eiweißprodukte). Ich filtrierte, neutralisierte mit Kalilauge und filtrierte nochmals den entstehenden Niederschlag. Nunmehr fügte ich 70 ccm Fehlingscher Lösung hinzu, die ich vorher durch Zuckerproben kontrolliert hatte, erhitzte bis zum Kochen und ließ 5 Minuten leicht kochen. Dann ließ ich das ausgeschiedene Kupferoxydul sich eine Minute absetzen und filtrierte durch ein vorher gewogenes Barytfilter. Das Filtrat versetzte ich wieder mit 70 ccm Fehlingscher Lösung und kochte nochmals, um zu sehen, ob sich noch mehr Kupferoxydul ausschied. Das Barytfilter wurde zuerst mit Aq. dest. mehrere Male sorgfältig ausgespült, dann das Wasser durch absoluten Alkohol verdrängt. Das Filter wurde darauf eine Stunde lang im Trockenschrank getrocknet, kam dann in den Exsikkator und wurde gewogen, sodann nochmals getrocknet und nochmals gewogen.

Nachdem ich die Methode mehrere Male eingeübt hatte, mußte es mir vor allem darauf ankommen, zunächst einen Kontrollversuch zu machen. Der

fragliche Punkt in der ganzen Methode ist die Behandlung mit 60 proz. Kalilauge, die Pflüger vorschreibt. Wird Glykogen von Kalilauge angegriffen oder nicht? Vintschgau und Dietl behaupteten, daß schon sehr verdünnte 1—3 proz. Kalilauge das Glykogen zersetzte, und überhaupt ist die Widerstandsfähigkeit des Glykogens gegenüber Kalilauge von verschiedenen Seiten bestritten worden. Den Kontrollversuch machte ich in folgender Weise. Ich zerschnitt 260 g Beefsteak und erhitzte diese in 300 ccm 60 proz. Kalilauge $2^1/_2$ Std. im siedenden Wasserbad; fast alles war gelöst; das Ganze betrug 550 ccm, davon wurden 70 ccm benutzt. Ich verfuhr nun damit in der oben angegebenen Weise, fällte also mit Alkohol, führte in Zucker über und erhielt als Endresultat: 22 mg Cu_2O auf 70 ccm Lösung oder auf ca. 35 g Muskulatur. (Nebenbei bemerkt, ich war erstaunt darüber, überhaupt noch Glykogen in diesem mindestens 6 Tage alten Fleisch zu finden, da es ja nach dem Tode besonders bei Warmblütern rasch abnehmen soll. Hierin widersprechen sich allerdings die Angaben, und außerdem kommt es auf die jeweilige Temperatur an, in der die Muskeln nach dem Tode gelegen haben.) Ich brachte nun in 155 ccm der Beefsteakkalilösung 250 mg gereinigtes und getrocknetes Glykogen, erhitzte wieder 2 Std. usw. und erhielt 560 mg Cu_2O auf 155 ccm Lösung; letztere mußte eine Glykogenmenge enthalten, der ungefähr 50 mg Cu_2O entsprechen. Ich hätte also $50 + 250 \cdot \frac{100}{93} \cdot 2$ mg Cu_2O finden müssen, also ca. 590 mg. Da ich nur 560 mg erhielt, so ist also nur 5 Proz. Glykogen verloren gegangen.

Ich kam also durch diesen Kontrollversuch zum Resultat, daß starke Kalilauge Glykogen nicht an-

greife, oder wenn überhaupt, so jedenfalls nur in sehr geringem Maße.

Nachdem ich so die Methode geprüft hatte, begann ich meine eigentlichen Versuche, deren Zweck darin bestand, festzustellen, ob das Glykogen beim Fliegen von Tauben abnimmt oder nicht, worüber bisher noch nichts bekannt ist, Ich trennte bei einer Taube den Ansatz des M. pectoralis major vom Humerus vollständig, nachdem vorher die Arterien am Arm sorgfältig abgebunden worden waren. Die Taube war jetzt auf einer Seite natürlich flügellahm geworden. Das Tier erholte sich nun ca. 1 Stunde, es rührte sich in dieser Zeit gar nicht, machte also gar keine Flügelschläge. Dann hielt ich die Taube fest und ließ sie mit dem einen Flügel Flatterbewegungen machen. Wenn letztere ziemlich schwach geworden, und außerdem durch Ruhepausen unterbrochen waren, tötete ich das Tier augenblicklich, und zwar immer nach einem Flatter-, niemals während eines Ruhestadiums, weil die Taube sich so außerordentlich rasch erholt, präparierte beide Brustmuskeln, wog und zerschnitt sie; alles so rasch wie möglich, da ja einerseits das Glykogen nach dem Tode abnimmt und vielleicht in dem normalen in anderem Grade als in dem vom Humerus losgetrennten Muskel, und da andererseits eben dieser Muskel sich selbst nach dem Tode noch etwas erholen könnte (der M. pectoralis major der Taube zeigt nach ihrem Tode bei direkter elektrischer Reizung noch schwache Zuckungen auf dem Kymographion, wie ich feststellen konnte).

Die Tabelle zeigt das Ergebnis.

1. Taube.

	M. pectoralis mit Flügel	M. pect. ohne Flügel
Gewicht in g . .	$39^1/_2$	$38^1/_2$
Kupferoxydul . .	353 mg	481 mg
Dextrose . . .	175 mg	240 mg
Glykogen . . .	160 mg	220 mg
Glykogen in Proz.	0,4	0,6

2. Taube.

	M. pectoralis mit Flügel	M. pect. ohne Flügel
Gewicht in g . .	$34^1/_2$	37 g
Kupferoxydul . .	150 mg	240 mg
Dextrose . . .	75 mg	120 mg
Glykogen . . .	70 mg	110 mg
Glykogen in Proz.	0,2	0,3

Ich machte nun einen Kontrollversuch, um zu sehen, ob die Abnahme des Glykogens in dem einen Muskel eine wirkliche oder nur scheinbare sei. Es wäre doch denkbar, daß der Glykogengehalt des Muskels der operierten Seite eine Zunahme eben infolge der Operation erfahren hätte. Zu dem Zwecke löste ich bei einer dritten Taube den Pectoralis major vom Arm. Sie erholte sich ebenfalls 1 Stunde; nachher ließ ich sie aber keine Flatterbewegungen machen, sondern tötete sie sofort. Jetzt war in beiden Muskeln der gleiche Glykogengehalt vorhanden. Es hat hiernach den Anschein, als ob das Glykogen infolge der Flatterbewegung abnimmt. Immerhin ist der Unterschied bei der Taube 2 nur sehr gering. Es wurden nun noch 3 weitere Versuche an operierten Tauben gemacht, die ich nachher fliegen ließ. Die

M. pectorales der linken und rechten Seite zeigten aber diesmal denselben Glykogengehalt; die Tauben waren jetzt allerdings so stark von der Operation angegriffen, daß sie nur mühsam den einen Flügel bewegen konnten, also nur wenig Arbeit leisteten, und hierauf könnte man wohl den Umstand zurückführen, daß in diesem Falle beide Muskeln gleichviel Glykogen enthielten.

Um der Operation, die doch in der Mehrzahl der Fälle kräftige Flatterbewegungen der Taube unmöglich macht, aus dem Wege zu gehen, machte ich meine Hauptversuche an nicht operierten Tauben. Zu dem Zweck wurde eine gesunde Taube an den Beinen festgehalten. Sie macht zunächst sehr schnelle und wilde Schläge, kommt aber bald in ein gleichmäßiges, wenn auch noch schnelles Tempo, bis sie schließlich erschöpft ist. Ich ließ nun eine Reihe von Tauben ca. 25 Minuten flattern; eine andere Reihe ließ ich eine halbe Stunde flattern und sie dann im Zimmer bis zur Erschöpfung herumfliegen (letzteres dauerte meist nur kurze Zeit, etwa 7 Minuten). Ich tötete das Versuchstier dann sofort durch Halsabschneiden, präparierte die großen Brustmuskeln ab, wobei ich sorgfältig darauf achtete, daß der darunter befindliche kleine Brustmuskel nicht mitgenommen wurde, und bestimmte den Glykogengehalt. Es galt nun, das Mittel der Glykogenbeträge in beiden Fällen miteinander zu vergleichen. Es kam mir besonders darauf an, die Versuche unter möglichst gleichen Bedingungen anzustellen.

1. Der erste Faktor, der das Glykogen beeinflußt, besteht in der Nahrung. Bekannt ist es, daß beim Hungern das Glykogen abnimmt; in welcher Weise, darüber gehen freilich die Ansichten auseinander. Während Luchsiner meint, das Glykogen schwinde

beim Hungern sehr rasch aus den Muskeln, zeigen Aldehoffs Versuche an den verschiedensten Tieren im Gegenteil, daß das Glykogen bei Inanition sich in den Muskeln ziemlich lange erhält, aus der Leber jedoch sehr bald verschwindet. Wie dem auch sei, sicher ist jedenfalls, daß der Glykogengehalt bei Entziehung der Nahrung abnimmt. Da die Tauben vom Händler bezogen wurden, bei dem sie fast immer mehr oder weniger hungern, so benutzte ich sie nie sofort zu meinen Versuchen, sondern fütterte sie erst mehrere Tage hindurch mit reichlicher Kost. Einige wog ich jeden Tag, vom Tage des Einkaufs bis zum Versuchstage, wobei meistens das Gewicht der Tauben um ca. 30 bis 40 g zunahm.

2. War der erste Faktor, der auf das Glykogen einen Einfluß ausübt, die Nahrung überhaupt, so betrifft der zweite die Art der Nahrung. Es ist bekannt, wie verschieden in dieser Hinsicht die Fütterung mit Kohlehydraten und Eiweiß wirkt. So läßt sich z. B. schon bald nach dem Einspritzen von Rohzuckerlösung eine Zunahme des Glykogens im Organismus nachweisen, wie namentlich die Versuche von Prausnitz lehren. Die Entstehung des Glykogens aus Eiweiß scheint ebenfalls möglich, doch erfolgt sie jedenfalls viel langsamer entsprechend dem komplizierten Eiweißmolekül. Es ist überhaupt fraglich, ob sich aus allen Eiweißen Glykogen zu bilden vermag oder nur aus solchen, die einen „Kohlehydratkomplex“ enthalten. Interessant sind auch Pavys Versuche. Er fütterte 11 Hunde mit animalischer Nahrung und fand durchschnittlich in der Leber 7,19 Proz. Glykogen. 5 anderen Hunden gab er vegetabilische Nahrung, die reich an Kohlehydraten war. Die Leber dieser Tiere zeigte einen viel höheren Glykogengehalt, nämlich 17,23 Proz., ein Beweis dafür,

daß bei der Glykogenablagerung in erster Linie Kohlehydrate in Betracht kommen. Da die Nahrung also von größter Wichtigkeit ist, und ein Tier je nach der Nahrung eine verschiedene Menge Glykogen enthält, so sorgte ich stets dafür, daß die Tiere gleiche Nahrung bekamen, nämlich Taubenerbsen.

3. Cramer wies nach, daß der Glykogengehalt auch vom Alter abhängig ist, und zwar zeigte er, daß bei Neugeborenen in sehr vielen Organen reichlich Glykogen enthalten ist. So konstatierte er in der Muskulatur von Neugeborenen einen Glykogengehalt von 1,85 Proz., 0,87 Proz. und 1,22 Proz. In der Leber fand er allerdings nur auffallend wenig, nämlich 2,15 Proz., 1,2 Proz. und 1 Proz. Glykogen. Da meine Versuche sich aber hauptsächlich auf Muskeln erstreckten, so mußte auch dieser Punkt berücksichtigt werden, und so habe ich also fast nur gleichaltrige, vorjährige Tanben benutzt, und wo nicht, dies ausdrücklich hervorgehoben.

4. Eine eigentlich selbstverständliche Sache: Alle Tauben, die mir irgendwie krank erschienen, nicht gut fliegen konnten, nicht gut fraßen oder dergleichen, wurden aus der Versuchsreihe ausgeschaltet.

5. Es ist festgestellt, daß das Glykogen nach dem Tode abnimmt, wobei es sich wahrscheinlich in Zucker umwandelt; in welchem Grade, ist allerdings wieder ein strittiger Punkt. Böhm konnte in der Muskulatur von Kaninchen 1—2 Stunden nach ihrem Tode überhaupt keinen Glykogenschwund nachweisen, und ebenso zeigte sich in einem weiteren Versuch an einer Katze, daß nach 24 Stundeu noch reichlich Glykogen vorhanden war. Dagegen wies Prausnitz darauf hin, daß das Glykogen in den Muskeln von Hennen postmortal sehr rasch abnehme.

Er verglich symmetrische Muskelpartien miteinander und beobachtete innerhalb 30 bis 60 Minuten eine Glykogenabnahme von 25 bis 50 Proz.! Schließlich zeigte Cramer, daß es vor allem auf die Temperatur ankommt, in welcher die Muskeln nach dem Tode verweilen, und daß in hoher Temperatur das Glykogen viel rascher zersetzt wird als in niedriger. Da ich an Tauben, also einer den Hennen verwandten Tierart, arbeitete, so mußte ich annehmen, daß der postmortale Glykogenschwund auch hier sehr rasch erfolge, und um dies zu verhüten, machte ich meine Operation so rasch wie möglich. Ferner wurde stets dafür Sorge getragen, daß das Wasserbad, in das die in Kalilauge befindlichen Muskeln kamen, schon vorher zum Sieden erhitzt war, damit die Zersetzung des Muskels sogleich vor sich ginge und eine weitere Umwandlung des Glykogens in Zucker verhindert würde. Die Zeit, die vom Tötungsmoment bis zu dem Augenblick verging, in dem die Muskeln in Kalilauge kamen, betrug 20—25 Minuten.

6. Da die Glykogenbestimmung ziemlich kompliziert ist und infolge der vielen Operationen leicht ein Versehen mit sich bringt, so benutzte ich stets rechten und linken M. pectoralis und behandelte beide vollkommen getrennt. So konnte ich einen etwaigen Fehler in der Bestimmung leicht an dem verschiedenen Glykogengehalt der beiden Muskeln sehen; denn daß symmetrische Muskeln gleichen Glykogengehalt haben, darauf hat schon Cramer hingewiesen, und auch für die Brustmuskeln der Taube fand ich sein Gesetz bestätigt. Ich ließ also eine Reihe von Tauben flattern; eine andere Reihe von Tauben wurde sofort, ohne geflattert zu haben, getötet. Letztere will ich die „normalen Tauben“ nennen; diejenigen, welche ich 25 Minuten in der Hand flattern ließ, „die er-

müdeten“ und diejenigen, die so lange flogen, bis sie zu Boden fielen, „die völlig erschöpften“.

Normale Tauben

Taube 1.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	27 g	27 g
Cu_2O	260 mg	250 mg
Dextrose	130 mg	125 mg
Glykogen	121	116
Glykogen in Proz.	0,45	0,43

Leber.

Gewicht	5 g
Cu_2O	148 mg
Dextrose	74 mg
Glykogen	69 mg
Glykogen in Proz.	1,38

Taube 2.

(4 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	$23^1/_2$ g	$23^1/_2$ g
Cu_2O	228 mg	218 mg
Dextrose	114 mg	109 mg
Glykogen	106 mg	101 mg
Glykogen in Proz.	0,45	0,43

Leber.

Gewicht	$6^1/_2$ g
Cu_2O	36 mg
Dextrose	18 mg
Glykogen	17 mg
Glykogen in Proz.	0,26

Taube 3.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	26 g	26 g
Cu_2O	468 mg	538 mg
Dextrose	234 mg	269 mg
Glykogen	218 mg	250 mg
Glykogen in Proz.	0,84	0,96

Leber.

Gewicht	7 g
Cu_2O	316 mg
Dextrose	158 mg
Glykogen	147 mg
Glykogen in Proz.	2,1

Taube 4.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	20 g	20 g
Cu_2O	460 mg	580 mg
Dextrose	230 mg	290 mg
Glykogen	214 mg	270 mg
Glykogen in Proz.	1,07	1,35

Taube 5.

(4 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	23 g	$21^1/_2$ g
Cu_2O	134 mg	124 mg
Dextrose	67 mg	62 mg
Glykogen	62 mg	58 mg
Glykogen in Proz.	0,27	0,27

Taube 6.

(6 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	33 g	32 g
Cu_2O	298 mg	268 mg
Dextrose	149 mg	134 mg
Glykogen	139 mg	125 mg
Glykogen in Proz.	0,42	0,39

Taube 7.

(5 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	35 g	35 g
Cu_2O	210 mg	218 mg
Dextrose	105 mg	109 mg
Glykogen	98 mg	102 mg
Glykogen in Proz.	0,28	0,29

Taube 8.

(8 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	37 g	36 g
Cu_2O	390 mg	396 mg
Dextrose	195 mg	198 mg
Glykogen	181 mg	184 mg
Glykogen in Proz.	0,49	0,51

Leber.

Gewicht	6 g
Cu_2O	232 mg
Dextrose	116 mg
Glykogen	108 mg
Glykogen in Proz.	1,8

Taube 9.

(12 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	20 g	21 g
Cu_2O	134 mg	132 mg
Dextrose	67 mg	66 mg
Glykogen	62 mg	61 mg
Glykogen in Proz.	0,31	0,29

Ermüdete Tauben.

Taube 1. jung.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	21 g	20 g
Cu_2O	78 mg	60 mg
Dextrose	39 mg	30 mg
Glykogen	36 mg	28 mg
Glykogen in Proz.	0,17	0,14

Taube 2.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	22 g	22,5 g
Cu_2O	geht bei Behandlung verloren	62 mg
Dextrose		31 mg
Glykogen		29 mg
Glykogen in Proz.		0,13

Taube 3.

(8 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	19 g	19 g
Cu_2O	240 mg	226 mg
Dextrose	120 mg	113 mg
Glykogen	112 mg	105 mg
Glykogen in Proz.	0,59	0,55

Taube 4.

(6 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	31 g	31,5 g
Cu_2O	206 mg	170 mg
Dextrose . . .	103 mg	85 mg
Glykogen . . .	96 mg	79 mg
Glykogen in Proz.	0,31	0,25

Taube 5.

(6 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	30 g	$29^1/_2$ g
Cu_2O	336 mg	330 mg
Dextrose . . .	168 mg	165 mg
Glykogen . . .	156 mg	153 mg
Glykogen in Proz.	0,52	0,52

Taube 6.

(10 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	27 g	27 g
Cu_2O	278 mg	284 mg
Dextrose . . .	139 mg	142 mg
Glyyogen . . .	130 mg	132 mg
Glykogen in Proz.	0,48	0,49

Leber.

Gewicht	6 g
Cu_2O	116 mg
Dextrose	58 mg
Glykogen	54 mg
Glykogen in Proz. . .	0,90

Völlig erschöpfte Tauben.

Taube 1.

(5 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	27 g	27 g
Cu_2O	88 mg	88 mg
Dextrose	44 mg	44 mg
Glykogen	41 mg	41 mg
Glykogen in Proz.	0,15	0,15

Leber.

Gewicht	8 g
Cu_2O	60 mg
Dextrose	30 mg
Glykogen	28 mg
Glykogen in Proz.	0,35

Taube 2.

(10 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	24 g	24 g
Cu_2O	154 mg	134 mg
Dextrose	77 mg	67 mg
Glykogen	72 mg	62 mg
Glykogen in Proz.	0,3	0,26

Taube 3.

(4 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	$28^1/_2$ g	$28^1/_2$ g
Cu_2O	104 mg	116 mg
Dextrose	52 mg	58 mg
Glykogen	48 mg	54 mg
Glykogen in Proz.	0,17	0,19

Taube 4.

(3 Tage gefüttert.)

	M. pectoral. rechts	M. pectoral. links
Gewicht	30 g	30 g
Cu_2O	218 mg	212 mg
Dextrose . . .	109 mg	106 mg
Glykogen . . .	102 mg	99 mg
Glykogen in Proz.	0,34	0,33

Taube 5.

(5 Tage gefüttert.)

Gewicht	25 g	25 g
Cu_2O	140 mg	130 mg
Dextrose . . .	70 mg	65 mg
Glykogen . . .	65 mg	60 mg
Glykogen in Proz.	0,26	0,24

Leber.

Gewicht	6 g
Cu_2O	64 mg
Dextrose	32 mg
Glykogen	30 mg
Glykogen in Proz. . .	0,5

Bezüglich der Tabellen sei zunächst bemerkt, daß ich die Zahl des Kupferoxyduls einfach durch 2 dividiert habe, um die des Traubenzuckers zu erhalten; denn es entsprechen ja 20 mg Kupferoxydul 10 mg Dextrose. Gewiß ist diese Umrechnung nicht ganz exakt; denn der Faktor, durch den man das Kupferoxydul dividieren muß, um die Dextrose zu erhalten, schwankt etwas um 2 herum je nach der Menge Zucker, die sich in der Flüssigkeit befindet. Dies ist aber für meine Versuche, in denen die

Zahlen in so geringen Breiten liegen, gleichgültig, und außerdem sind ja die festen Zahlen in dem Kupferoxydul gegeben. Ich habe die Anzahl mg Dextrose mit 0,927, dem Pflügerschen Faktor, multipliziert, da ja nach Pflüger nicht alles Glykogen durch Salzsäure in Dextrose umgewandelt wird, sondern nur der größte Teil. Sonst müßte ja die Zuckerzahl mit nur 0,9 multipliziert werden in Übereinstimmung mit der Formel des Glykogens $C_6H_{10}O_5$ und der des Traubenzuckers $C_6H_{12}O_6$

($C_6H_{10}O_5 = 162$, $C_6H_{12}O_6 = 180$, also

$$\frac{C_6H_{10}O_5}{C_6H_{12}O_6} = \frac{162}{180} = 0{,}9).$$

Was nun die Resultate selbst betrifft, so ist als Wichtigstes daraus hervorzuheben: Das Glykogen nimmt beim Fliegen von Tauben aus dem M. pectoralis ab; denn über 0,6 Proz. Glykogen haben nur zwei normale Tauben, dagegen weder ermüdete noch erschöpfte Tauben. 0,4—0,6 Proz. ist die Durchschnittsziffer für den Glykogengehalt der Brustmuskeln normaler Tauben; ferner fallen innerhalb dieser Grenzen noch 3 ermüdete Tauben. Weniger als 0,25 Proz. kommt bei normalen Tauben nicht vor, sondern findet sich nur bei ermüdeten und völlig erschöpften. Ferner ist es von Wichtigkeit, daß bei vollständig erschöpften Tauben das Glykogen niemals auf Null sinkt, weder in der Leber noch in den Muskeln. Gewiß ist in dieser Annahme Vorsicht geboten; denn es wäre ja denkbar, wenn auch nicht wahrscheinlich, daß das Glykogen beim erschöpften lebenden Tier tatsächlich auf Null sinkt, um nach dem Tode im ersten Moment wieder etwas zu steigen.

Schließlich sei noch auf das auffallende Verhalten der Leber der Tauben aufmerksam gemacht. Bei

Säugetieren ist ja festgestellt, daß die Leber nach reichlicher Fütterung mit kohlehydratreicher Nahrung fast immer über 5 Proz. Glykogen enthält, ja sogar 20 Proz. aufweisen kann. Ca. 15 Proz. waren in der Leber eines Meerschweinchens vorhanden, das Cramer untersuchte, und 9 Proz. in einer Kaninchenleber. Auch für die Froschleber scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Nach Athanius' Beobachtung weist sie einen Durchschnittsgehalt von 6 Proz. Glykogen auf. Ganz im Gegensatz dazu nun zeigte sich bei meinen Tauben ein sehr geringer Glykogengehalt in der Leber; sie enthielt in den meisten Fällen nicht einmal 2 Proz., und zwar ist das umsomehr befremdend, als die Tiere mit Erbsen, also einem kohehydratreichen Nahrungsmittel, gefüttert wurden.

Es geht also hieraus hervor, daß die Leber von Tauben — vielleicht die von Vögeln überhaupt — nicht als Glykogendepot angesehen werden kann, d. h. nicht als ein Depot, von dem aus alle Muskeln und alle Organe je nach Bedarf mit Glykogen versorgt werden können. Die Leber der Vögel unterscheidet sich in dieser Funktion prinzipiell von der der Säugetiere. Beide Mm. pectorales, ja sogar einer enthalten weit mehr Glykogen als die Leber. Zu erklären ist dieser auffällige Befund wohl nur durch die Lebensweise der Vögel. Weil sie hauptsächlich auf den Flug angewiesen sind, so ist es verständlich, daß sich dort die größte Menge Glykogen vorfindet, wo es unmittelbar gebraucht wird, d. h. eben in den Flugmuskeln.

Anhangsweise sei folgendes bemerkt: Man könnte sich denken, daß das Gewicht der Taubenleber relativ größer ist als das einer Säugetierleber, wodurch der Totalbetrag des Glykogens in einer Taubenleber im Verhältnis zum Körper nicht geringer wäre als

beim Säugetiere. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Eine Menschenleber wiegt z. B. 1800 g, also den 42. Teil des Körpers, wenn man diesen auf 75 kg berechnet. Die Leber einer Taube dagegen wiegt durchschnittlich höchstens 7 g, also ca. den 50. Teil ihres Körpers, diesen zu 350 g berechnet.

Auffällig ist es — ich habe das in anderen Arbeiten nnr wenig betont gefunden —, daß der Glykogengehalt individuell so sehr schwankt. Hieraus könnten Gegner der Glykogen-Arbeitstheorie sofort eine Bestätigung für ihre Ansicht finden, daß das Glykogen gar keine so große Rolle spiele, da es ja in einem so wichtigen Muskel wie dem M. pectoralis scheinbar ohne irgendwelchen Grund so verschieden sei. Die Tauben bekamen ja doch dieselbe Nahrung und in derselben Quantität; in ihrem Alter zeigten sie keinen wesentlichen Unterschied. Ferner wurden sie in derselben Weise getötet und kamen die gleiche Zeit nach dem Tode zur Behandlung; und trotzdem diese auffälligen Unterschiede. Außerdem wurden sie stets um dieselbe Stunde geschlachtet aus folgendem Grunde nämlich: Man ist zu der Annahme berechtigt, daß der Glykogengehalt der Taube ihrer Nahrungsaufnahme entsprechend zu verschiedenen Tageszeitungen ein verschiedener sei. Allerdings kann man sagen: Tauben nehmen den ganzen Tag Nahrung zu sich; aber es ist doch möglich, daß sie zu gewissen Zeiten (wahrscheinlich nach der Nachtruhe) immer viel intensiver fressen als zu anderen Zeiten.

Es kam mir nunmehr darauf an, aus dem Schwund des Glykogens die Arbeit zu berechnen. Durchschnittlich beträgt der Glykogenverlust bei einer Taube 60 mg. Ich nehme jetzt an, daß das Glykogen bei der Arbeit vollständig verbrannt wird. 1 g Glykogen verbrannt gibt 4,2 Kal. Wärme, also

60 mg Glykogen $^{252}/_{1000}$ Kal. Wärme. Da 1 Kal. einer Arbeit von 426 kgm entspricht (mechanisches Wärmeäquivalent) so würde dies einer Arbeit von 107 kgm entsprechen. Es ist nur noch zu berücksichtigen, daß die Oxydation des Glykogens nicht nur zur Arbeitsleistung dient.

Ganz allgemein müssen wir fragen: Welcher Teil der Energieproduktion eines Muskels erscheint als mechanische Arbeit? Zuntz hat nun Versuche am Menschen angestellt in der Weise, daß er untere und obere Extremitäten arbeiten ließ und die Kohlensäureabgabe pro 1 kgm maß. Er berechnete daraus, daß 35 bzw. 22 % der Energie in Arbeit umgesetzt werden. Gewöhnlich nimmt man danach an, daß $^1/_3$ der aufgewendeten Energie als Arbeit zutage tritt, während $^2/_3$ als Wärme verloren gehen. Es würde also in diesem Falle von dem M. pectoralis der Taube nur eine Arbeit von 107 : 3 = 36 kgm geleistet werden.

Es war nun von Interesse zu untersuchen, ob diese Zahl eine rein theoretische ist, also in der Luft hängt, oder ob man durch andere Methoden zu einem wenigstens annähernd gleichen Resultat gelangt. Auf absolut mathematische Übereinstimmung kann man hierbei natürlich nicht rechnen; nur müssen die Zahlen wenigstens von derselben Ordnung sein.

Man kann die Arbeit einer Lokomotive nicht bloß aus der verbrauchten Kohle berechnen — dies war der erste Weg —, sondern auch aus dem Reibungswiderstand. Auf den Vogel angewendet: Nicht nur aus dem Stoffwechsel bei ruhenden und fliegenden Tauben — ich nahm das Glykogen — läßt sich die Arbeit berechnen, sondern auch aus der Zahl der Flügelschläge, die die Taube in einer

bestimmten Zeit macht, und aus der Arbeit, die bei jedem einzelnen Flügelschlag nötig ist. Diese Arbeit berechnete ich nun folgendermaßen: Das Fliegen besteht im wesentlichen aus einer Senkung des Flügels — diese Bewegung hat den Luftwiderstand zu überwinden, erfordert die größte Kraft und wird von den beiden großen Brustmuskeln besorgt — sodann in einer Hebung, einer kleineren Arbeit, welche die beiden kleinen Brustmuskeln verrichten. Den Luftwiderstand zu berechnen, den der Flügel bei seiner Abwärtsbewegung überwinden muß, ist ein schwieriges Problem, das bis jetzt kaum in Angriff genommen worden ist. Theoretisch ist die Lösung erschwert durch die komplizierten Verhältnisse beim Vogelflug, und direkte Experimente mit Vogelflügeln sind noch wenig gemacht worden. Man kennt zwar die Faktoren, auf die es ankommt, die Schwere der Flügelfläche, ihre Form, ihre Biegung und ihre jeweilige Stellung gegen die Horizontale. Aber wie schwierig es ist, diese Faktoren in ein mathematisches Verhältnis zu bringen, das zeigen die ganz verschiedenen Ergebnisse an künstlichen Flügeln. Es ist also nicht ohne weiteres möglich, die Arbeit des M. pectoralis major direkt zu bestimmen; aber auf einem indirekten Wege, glaube ich, kann man mehr oder weniger zum Ziele gelangen, wenn man nämlich von dem M. pectoralis minor ausgeht. Merkwürdigerweise wird dieser Muskel in Abhandlungen über den Vogelflug so gut wie gar nicht berücksichtigt; selbst M a r e y beschäftigt sich nur ganz flüchtig mit ihm. Da der Pectoralis minor den Flügel zu heben hat, so leistet er die Arbeit: Gewicht des Flügels multipliziert mit der Hebung des Schwerpunktes des Flügels. Den Schwerpunkt bestimmte ich in der Weise, daß ich den Flügel in

verschiedenen Lagen aufhing und den Schnittpunkt der Vertikalen festlegte. Dabei fand ich, daß er außerhalb der Flügelfläche liegt. Gehoben wird er höchstens 3 cm. Das Gewicht des Flügels beträgt 20 g. Die geleistete Arbeit bei einer Flügelhebung beträgt demnach höchstens $0{,}03 \times 0{,}02 = 0{,}0006$ kgm. Nun ist die Arbeit eines Muskels ceteris paribus proportional seiner Masse. Der M. pectoralis major wiegt ca. 28 g, der M. pectoralis minor $3^1/_2$ g; der M. pectoralis major wird also für gewöhnlich das 8 fache von dem Pectoralis minor zu leisten haben, also 0,0048 kgm. Natürlich ist damit nicht die maximale Arbeit des M. pectoralis major berechnet, sondern nur die normale. Bei einem Flügelschlag wird also die Arbeit geleistet $= 9 \times 0{,}0006$ kgm $= 0{,}0054$ kgm.

Nun machten die Tauben, was ich durch Zählen feststellte, durchschnittlich 4000 Flügelschläge. In der ersten Minute ca. 230, in der zweiten 210 und so abwärts bis 160 und 120. Dies würde also einer Arbeit entsprechen von $4000 \times 0{,}0054$ kgm $= 21{,}6$ kgm.

Da die Arbeit, die durch Verbrennung des Glykogens geleistet wird, wie oben berechnet, 36 kgm beträgt, so würde also die Menge des verbrannten Glykogens genügen, die betreffende Arbeit zu verrichten.

Es sei noch bemerkt, daß Kraft und Arbeit wie immer so auch beim M. pectoralis major zu unterscheiden sind; denn die Kraft ist ja proportional dem physiologischen Querschnitt der Muskeln, und zwar verhalten sich die Querschnitte vom M. Pectoralis major und minor wie 11 : 1 [1]). Der M. Pectoralis major verfügt also über die 11 fache Kraft wie der

[1]) Die Querschnitte beider Muskeln verglich ich, indem ich ihre Umrisse auf Millimeter-Papier aufzeichnete.

M. pectoralis minor. Ist also der pectoralis minor imstande, 20 g zu heben, so kann der pectoralis major 220 g heben, beide großen Brustmuskeln zusammen also 440 g, und das wird auch verständlich, wenn wir bedenken, daß die Taube, um vom Boden aus aufzufliegen, ihr eigenes Gewicht heben muß, also ca. 350 g.

Man kann nun die Frage aufwerfen, ob man bei verschiedenen Tierarten ceteris paribus eine verschiedene spezifische Muskelkraft annehmen soll oder nicht. Marey hat nun gezeigt, daß die spez. Kraft des Brustmuskels kleiner Vögel nur 1,5 g beträgt, und für den Froschmuskel hat man 2 g als Mittelwert berechnet. Auch für die Armmuskulatur des Menschen liegen ähnliche Resultate vor, und so scheint keineswegs die Hypothese gerechtfertigt, daß die Brustmuskeln von Vögeln eine größere spezifische Kraft als die Muskeln anderer Tiere besitzen. Es war mir nun von Interesse, in dieser Hinsicht vergleichende Versuche an dem scheinbar untätigen Brustmuskel des Huhns und dem der Taube anzustellen, um zu sehen, ob tatsächlich der Brustmuskel der Taube so viel mehr zu leisten vermöge als der des Huhns. Zu dem Zweck spannte ich das Huhn auf ein Brett, nachdem ich zunächst ausprobiert hatte, in welcher Richtung sich der Oberarm bei Kontraktion des großen Brustmuskels bewegt. Um das distale Ende des Humerus wurde ein Faden gebunden, an diesem befand sich ein zweiter Faden, der über eine Rolle zu einem bestimmten Gewicht führte, das wieder an einem Hebelarm befestigt war, auf dessen anderem Arm ein Gegengewicht angebracht war, um Schleuderbewegungen möglichst zu vermeiden. Dieser Gegenarm lief in eine metallene Spitze aus, die auf einer rotierenden

berußten Trommel die Bewegungen des M. pectoralis major aufschrieb. Um diesen zu reizen, hatte ich in das Sternum-Ende des Muskels und in das Arm-Ende je eine Elektrode eingesetzt; diese führten zur sekundären Rolle eines Induktions-Schlittenapparats, dessen primäre Rolle mit einem Akkumulator in Verbindung stand. In den Stromkreis war außerdem ein Sekundenpendel eingeschaltet; der M. pectoralis major machte also jede Sekunde eine Zuckung. Auf dieselbe Weise richtete ich meine Versuche bei der Taube ein, wobei ich besonders darauf achtete, daß die eine Elektrode nicht zu tief in den großen Brustmuskel eingesetzt wurde, da sonst der darunter befindliche M. pectoralis minor leicht hätte gereizt werden können. Ich ersah nun aus der Kurve des Kymographions, daß der M. pectoralis major des Huhns ein weit größeres Gewicht zu heben vermag als der der Taube, also viel kräftiger ist, dann aber eine stärkere Reizung verträgt. Bei starker Reizung ermüdete der Brustmuskel der Taube viel rascher, bei schwacher Reizung war die Ermüdung bei beiden Tieren ungefähr dieselbe, d. h. die Muskeln ermüdeten bei ihnen sehr langsam. Das Resultat war eigentlich bei unbefangener Betrachtung vorauszusehen, da der Brustmuskel des Huhns ja viel schwerer als der der Taube ist. Jedenfalls schien mir aus diesen Versuchen eine Bestätigung für die Ansicht hervorzugehen, daß den gut fliegenden Vögeln keineswegs eine größere spezifische Muskelkraft zukommt als den schlechten Fliegern. Auch bezüglich des Glykogengehalts ihrer Brustmuskulatur scheinen sich Taube und Huhn nicht verschieden zu verhalten. So fand ich bei einem Huhn im großen Brustmuskel 0,6 Proz., bei einem zweiten 0,4 Proz. Glykogen (bei Tauben betrug der Durchschnittsgehalt ca. 0,5 Proz. Glykogen).

Was nun die Bedeutung des Glykogens bei Arbeit, speziell beim Fliegen anlangt, so möchte ich mich darüber folgendermaßen äußern. Meiner Ansicht nach stellt das Glykogen wohl einen Arbeitsstoff in dem Sinne dar, daß bei Arbeit Glykogen verbraucht wird; man darf aber umgekehrt aus dem Glykogengehalt eines Muskels weder auf dessen Leistungsfähigkeit schließen, noch, wenn man ihn hoch oder niedrig findet, dies darauf zurückzuführen, daß er in Ruhe gewesen ist bzw. Arbeit geleistet hat. Meine Tauben waren alle in Ruhe gewesen — sie bewegten sich nicht im Käfig —; trotzdem fand ich in ihren Brustmuskeln so verschiedene Glykogenmengen. Manche Tauben, die besser fliegen konnten, hatten weniger Gykogen als andere, die nicht so gut flogen. Worauf es überhaupt beruht, daß einige Muskeln so viel Glykogen enthalten, so z. B. mehrere Muskeln des Pferdes, andere so wenig, ist noch unbekannt. Sicherlich beruht es nicht auf dem häufigen oder wenigen Gebrauch der Muskeln. Es ist andererseits jedenfalls möglich, daß ein Muskel ohne Glykogen arbeitet, etwa mit Fett; doch durfte das Glykogen als leicht löslicher Stoff für gewöhnliche Arbeit zunächst in Betracht kommen. Ob das Muskelglykogen der Tauben in der Leber gebildet wird, scheint mir mit Bezug auf deren geringen Glykogengehalt sehr fraglich. Man müßte denn annehmen, daß bei Arbeit der Muskeln in der Leber fortwährend neues Glykogen gebildet wird und dieses immer wieder in die Muskeln transportiert wird, eine ziemlich komplizierte Annahme, die durch nichts gestützt wird. Viel einfacher ist die Hypothese, daß das Muskelglykogen der Taube in den Muskeln selbst entsteht.

Literatur-Verzeichnis.

1. Boehm, Über das Verhalten des Glykogens und der Milchsäure im Muskelfleisch. Pflügers Archiv 23, S. 44.
2. Chauveau, Travail musculaire, Paris, Asselin und Houzeau, 1891.
3. Cramer, Beiträge zur Kenntnis des Glykogens, Zeitschrift für Biologie 24, S. 67—104.
4. Aldehoff, Über den Einfluß von Karenz auf den Glykogenbestand von Muskel und Leber. Zeitschr. f. Biologie 25, S. 137.
5. Külz, Über den Einfluß angestrengter Körperbewegung auf den Glykogengehalt der Leber. Pflügers Archiv 24, S. 41.
6. Chandelon, Über die Einwirkung der Arterienunterbindung und der Nervendurchschneidung auf den Glykogengehalt der Muskeln. Pflügers Archiv 13, S. 626,
7. Luchsinger, Experimentelle Beiträge zur Physiologie und Pathologie des Glykogens. Inaugural-Dissertation, Zürich 1875.
8. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre. Archiv ital. de Biol. 8, S. 90—124.
9. Nasse, Beiträge zur Physiologie der kontraktilen Substanzen. Pflügers Archiv 2, S. 97.
10. Pflüger, Die Quelle der Muskelkraft. Pflügers Archiv 50, S. 98.
11. Pflüger, Glykogen. Pflügers Archiv 96, S. 1.
12. Die Bestimmung des Glykogens. Pflügers Archiv 75, S. 120.
13. Zuntz, Die Kraftleistung des Tierkörpers. Berlin 1908.
14. Werther, Milchsäurebildung und Glykogenverbrauch im quergestreiften Muskel. Pflügers Archiv 46, S. 63.

15. Weiß, Zur Statik des Glykogens im Tierkörper. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 8, S. 64.
16. Ranke, Tetanus, Leipzig 1865.
17. Seegen, Muskelarbeit und Glykogenverbrauch. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1895, S. 242.
18. Vintschgau und Dietl, Über die Einwirkung warmer Kalilösungen auf Glykogen. Pflügers Archiv 13, S. 253.
19. Schöndorff, Junkersdorf und Hessen, Über den Einfluß, den die Zeit ihrer Erhitzung mit starker Kalilauge auf die quantitative Analyse des Glykogens ausübt. Chemisches Zentralblatt 1909, S. 1043.

Lebenslauf.

Ich, Henri van 't Hoff, evangelischer Konfession, wurde am 23. Februar 1883 als Sohn des Universitätsprofessors Jacobus Henricus van 't Hoff zu Amsterdam geboren. In meinem 13. Lebensjahre kam ich nach Berlin und besuchte dort das Bismarck-Gymnasium, das ich Ostern 1903 mit dem Reifezeugnis verließ. Ich studierte zunächst Medizin, bestand 1905 das Physicum in Freiburg und wandte mich Michaelis 1906 in Berlin der philosophischen Fakultät, speziell den Naturwissenschaften, zu. Außer Freiburg und Berlin besuchte ich die Universitäten Leipzig und München. Ich besuchte Kurse und Vorlesungen folgender Herren Dozenten: Branca, Brauer, Chun, Deegener, Hering, O. Hertwig, Heymons, Kries, v. Luschan, Plate, Poll, Riehl, Roethe, F. E. Schulze, Weismann, Wiedersheim.

Allen genannten Herren bin ich zu großem Dank verpflichtet, besonders Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Schulze und Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Rubner für die liebenswürdige Unterstützung bei der Anfertigung vorliegender Arbeit.